

Die Vermittlung des Blütenduftes bei der Verständigung im Bienenstock

von

HANNELORE DIRSCHEDL

1961

Die Vermittlung des Blütenduftes
bei der Verständigung
im Bienenstock

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
an der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Hannelore Dirschedl

aus München

1960



Berichterstatter: Herr Prof. K. v. Frisch

Tag der mündlichen Prüfung:

22. Feb. 1961

Inhaltsübersicht

Einleitung: Wichtigkeit der Fragestellung für die Duftlenkung. Theoretische Wege der Duftvermittlung.

Allgemeines zur Methodik:

Futteranordnung

Durchführung der Versuche

Reinigung der Versuchsanordnung

Statistische Auswertung

Ergebnisse:

Untersuchung von Nebenproblemen

I. Nektarprobe der Neulinge

II. Einfluß der Blütenform

Untersuchung des Hauptproblems

I. Versuche mit Blüten

1. Philadelphus und Tilia

2. Phlox und Oenothera

3. Phlox und Cyclamen

4. Solidago und Caryopteris

5. Sedum und Buddleia

II. Konkurrenzversuche mit künstlichen Duftstoffen

1. Versuche auf dem Oberwiesenfeld

a. Thymian und Orange

b. Kümmel und Rosmarin

c. Anis und Melisse

d. Citronell und Geraniol

e. Bergamotte und Fenchel

f. Lavendel und Pfefferminz

2. Versuche in Forstenried

a. Anis und Melisse

b. Citronell und Geraniol

c. Bergamotte und Fenchel

d. Lavendel und Pfefferminz

Diskussion

Zusammenfassung

Literatur

Digitized by the Internet Archive
in 2026

Bienen sind blumenstet, d.h. sie sammeln nicht gleichzeitig an verschiedenen Blütenarten, sondern bleiben einer Spezies treu, solange diese ihren Sammeleifer befriedigen kann. Damit fällt unseren Bienen eine entscheidende blütenbiologische Bedeutung zu.

Durch Versuche von v. Frisch (1946) weiß man, daß die Bienen im Stock durch ihre Tänze die Entfernung, Richtung und Güte der Trachtquelle genau beschreiben. Sie werben dadurch Neulinge und das gebotene Futter an der betreffenden Blütenart wird in kürzester Zeit eingebracht.

1923 berichtete v. Frisch erstmals über den Duft der aufgefundenen Blumensorte als Hilfsmittel zur Verständigung im Bienenstock. Ähnliche Bedeutung kommt dem Duft der Höschen (v. Frisch und Rösch 1926) bei pollensammelnden Bienen zu. Die Sammlerin wird während ihres Tanzes an ihren Höschen oder am Abdomen berochen und die ausfliegenden Neulinge suchen an eben diesen Blüten, deren Duft sie an der Tänzerin wahrnahmen. Die Neulinge sind beim Ausfliegen duftgelenkt. Diese Duftlenkung kann man auch künstlich durch sog. Reizfütterung herbeiführen. (v. Frisch 1946, 1947). Vor allem in Rußland wurden von den Forschern Gubin, Komarow, Sorokin, Andrijuk, Kapustin, Paparia, Titow und Kowaljew großzügige Versuche durchgeführt, mit Hilfe von Duftlenkung den Samen-ertrag auf Feldern zu steigern.

1946 veröffentlichte v. Frisch Versuche, die genau erkennen lassen, wie die Nektarsammlerin im Stock den Duft der Blüten vermittelt, auf denen sie gesammelt hat. Das kann auf zweierlei Wegen geschehen:

1. Durch Übertragung des entsprechenden Blütenduftes im Pelz der Biene. (Außenduft). Nach Steinhoff (1948) hat gerade der Bienenkörper eine außerordentlich gute Haftfähigkeit für Duftstoffe. Die Duftvermittlung in Form des Außenduftes scheint eine sehr wichtige Rolle zu spielen, denn man kann im Stock dauernd beobachten, wie die tanzende Samm-

lerin vom Tanzgefolge offensichtlich mit den Fühlern berochen wird.

2. Der zweite Weg, Duft zu vermitteln, ist der, daß die tanzende Sammlerin den nach den entsprechenden Blüten duftenden Nektar verfüttert, den sie im Honigmagen konserviert mit in den Stock bringt. (Innenduft). Untersuchungen am Beobachtungsstock zeigen, daß die Sammlerin immer wieder im Tanzen innehält und an das sie umgebende Gefolge Nektar verfüttert, den sie aus ihrem Honigmagen würgt. (v. Frisch 1953).

Meine Aufgabe war es, zu prüfen, welche Bedeutung den beiden Möglichkeiten der Duftvermittlung zukommt, wenn die dressierten Bienen in verschiedenen Entfernungen vom Stock sammeln. Nach Versuchen von v. Frisch (1946, 1949) mit Cyclamen und Phlox wirken beide, Innen- und Außenduft, in der Nähe des Stocks gleich stark. Liegt der Futterplatz einige 100 m vom Stock entfernt, dann wird der Außenduft durch den weiten Flug geschwächt und der Innenduft wird allein bestimmend für das Verhalten der verständigten Bienen. Diese Frage sollte ich eingehender untersuchen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor v. Frisch, auf dessen grundlegender Arbeit über die Duftvermittlung meine Versuche aufgebaut sind, danke ich für die Anregung zu der Arbeit, vor allem auch für großzügige Unterstützung und das Interesse am Fortgang der Versuche.

Allgemeines zur Methodik.

Zur genauen Untersuchung der Duftvermittlung ist es notwendig, beide Wege exakt zu trennen. Das geschieht durch den Konkurrenzversuch (v. Frisch 1946, S. 398 f.). Dabei werden den Sammlerinnen gleichzeitig 2 Duftstoffe geboten, einer als Innenduft, einer als Außenduft.

Um den Bienen Innen- und Außenduft so vorsetzen zu können,

daß sich beide Duftstoffe möglichst wenig vermischen, fertigte ich folgende Futteranordnung, die sich als sehr geeignet erwies:

Ein kleines Schälchen (Durchmesser 4,6 cm, Höhe 1,5 cm) für die Zuckerlösung wird mit wenig geruchlosem Schliffett durch einen Plexiglasdeckel verschlossen. Im Plexiglasdeckel befinden sich 6 mm vom Rand entfernt 8 Bohrungen (Durchmesser 1,5 mm), in die etwas konisch ausgezogene, 1,5 cm lange, an beiden Enden offene Kapillaren eingepaßt sind. Die Kapillaren stehen etwas über den Deckel heraus. Wenn die Bienen, die sehr eifrig daran trinken (Kappel 1953), ihren Rüssel aus dem in den Kapillaren stehenden Zuckerwasser ziehen, streifen sie die am Rüssel hängende Flüssigkeit ab. In der Mitte des Deckels ist eine Bohrung vom Durchmesser 0,5 cm, durch die mit Hilfe kleiner Trichter die Zuckerlösung nachgefüllt wird. (Abb. 1). Während der Versuchsfütterung ist die Nachfüllöffnung durch einen aufgelegten Glasdeckel verschlossen, um ein Verdunsten der Zuckerlösung und ein Verflüchtigen des ev. beigegebenen Innenduftes (s. u.) möglichst zu vermeiden. Ein Glas- oder Gitterring hält die Bienen von der Nachfüllöffnung ab. (Abb. 2, 3). Das Gefäß steht in einer Petrischale (Durchmesser 9 cm), die mit einem Gitter überdeckt ist. Durch das Gitter steckt man die Stiele der als Außenduft gebotenen Blüten ins Wasser oder der Außenduft wird, bei künstlichen Duftstoffen, in die Petrischale gegeben. (Abb. 4 und 2).

Über diese Futteranlage wurde ein Gitterkäfig gestülpt, um sie den suchenden Neulingen zu verbergen. Die dressierten Sammlerinnen lernten schnell, durch das gelb umrandete Loch ein- und auszuschlüpfen. (Abb. 5).

Am Futtertisch, der mit einer Glasplatte überdeckt war, befand sich neben der Futteranordnung ein Thermometer, ein Hygrometer und eine Uhr. (Abb. 5). Ein Thermohygrograph im Bienenhaus schrieb Temperatur und Luftfeuchtigkeit.

Zur Dressur wurden jeweils 2 Duftstoffe verwendet: Duft A und Duft B. Diese beiden Duftstoffe bot ich an einem nahe gelegenen Futterplatz (10 m) und ebenso an einem weiter

entfernten Futtertisch (meist 1000 m), und zwar jeden Duft einmal als Innenduft, einmal als Außenduft; also:

1. Innenduft A, Außenduft B

2. Innenduft B, Außenduft A

Ich arbeitete mit künstlichen Duftstoffen und mit natürlichen Blüten. Bei Blütenversuchen gingen noch Vorversuche voraus, die zeigen sollten, ob die Bienen überhaupt die Duftstoffe als Innen- und Außenduft einzeln erkannten. Nämlich:

3. Innenduft A, kein Außenduft

4. Innenduft B, kein Außenduft

5. Duftlose Zuckerlösung, Außenduft A

6. Duftlose Zuckerlösung, Außenduft B

Zur Herstellung der Duftlaugen, die den Innenduft bieten sollten, wurde immer Saccharose puriss. von der Firma Merck & Co. verwendet. Und zwar wurden sie auf folgende Weise zubereitet:

a) Blütenduftlaugen: Die Blüten wurden jeweils am Morgen des Versuchstages frischgepflückt und in Wasser gestellt. Ich tropfte dann die Saccharoselösung auf die Blüten und nahm sie nach einer Stunde wieder ab.

b) Duftlaugen mit künstlichen Duftstoffen: Nach Kaschef (1957) haben die meisten der von mir verwendeten Duftstoffe einen guten bzw. optimalen Tanzerfolg bei einer Verdünnung von rund 20 mm^3 / 1 Liter 2-molarer Zuckerlösung. Die Duftlösungen wurden immer ohne jegliches Zögern angenommen.

Zu den Versuchen und Vorversuchen wurden 2 mit Glas überdeckte Holzplatten in der Nähe des Futtertisches ausgelegt. Dabei war auf die Windrichtung zu achten, um zu vermeiden, daß der Duft einer Versuchsschale auf die andere verweht wurde. Ich gab in 2 Petrischalen die Duftstoffe bzw. Blüten A und B zur Auswahl. In 15-Minuten-Versuchen zählte ich, zusammen mit einer Hilfsperson, die ankommenden Neulinge, die sich auf die Schalen setzten und suchten. Zwischen 2 Versuchen war eine Pause von mindestens 15 Minuten zum Abfangen der Neulinge eingeschaltet.

Wichtig bei Duftversuchen ist die gründliche Reinigung aller Geräte. Das geschieht auf folgende Weise (angenähert nach Fischer 1957):

Gitter werden in Prilwasser ausgekocht, kalt gespült, auf Filterpapier getrocknet und anschließend ausgeglüht.

Glaswaren werden in Prilwasser ausgekocht, mehrmals kalt gespült, mit 96 %igem Alkohol ausgerieben, mit absolutem Alkohol gewaschen, in kaltes Wasser eingelegt, gekocht, eine Nacht lang mit kaltem Wasser durchgespült, auf Filterpapier getrocknet. Sind die Glaswaren sehr verschmutzt, dann werden sie zuallererst zusätzlich mit Chromschwefelsäure gesäubert.

Die Glasplatten für die Versuchsanordnung werden nach jedem Versuch mit 96 %igem und absolutem Alkohol abgerieben.

Die Arbeit wurde durchgeführt mit Krainerbienen. 1957 und 1959 dressierte ich in Forstenried, 1958 und 1959 auf dem Flughafengelände Oberwiesenfeld. Die Blütenversuche mit Cyclamen sind in St. Gilgen im Salzkammergut ausgeführt.

An dieser Stelle möchte ich auch der Leitung des Botanischen Gartens München, Herrn Gartenoberinspektor W. Schacht für die großzügige Bereitstellung der Versuchsblüten danken.

Die statistische Auswertung der Konkurrenzversuche erfolgte nach dem Transponierungsschluß (Gebelein-Heite 1951). Dabei geschieht der Schluß zwischen 2 einander fremden Teilmassen einer Gesamtmasse. Die Formeln dafür lauten:

$$\chi^2 = \frac{m + n + k}{n (m + k + 1)} ;$$

$$q = \frac{n_0}{n} ;$$

$$E(q) = p = \frac{n_0 + 1}{m + k} ;$$

$$\text{Str}(q) = \chi \sqrt{p(1-p)} ;$$

$$Q = \frac{E(q) - q}{\text{Str}(q)} ;$$

Werte von Q als Maß für die Sicherung:

$Q < 2,5$ nicht gesichert

$Q = 2,5 - 3,0$ schwach gesichert

$Q > 3,0$ gesichert

Darstellung der Ergebnisse.

Nach den Ausführungen von v. Frisch (1946) schien die Beantwortung der Frage zunächst sehr einfach. Als ich jedoch im Sommer 1957 mit den Versuchen begann, fielen die Ergebnisse völlig anders aus, als ich erwartet hatte; sie waren uneinheitlich. Nach mehreren Versuchen zeigte es sich, daß das Problem keineswegs einfach, sondern sehr komplex war. Vor allem ergaben sich einige Nebenfragen, deren Beantwortung für die Arbeit unerläßlich war. Diese Versuche sollen daher an erster Stelle dargelegt werden.

Untersuchung von Nebenproblemen.

I. Die Nektarprobe der Neulinge.

Für die Ausarbeitung der Konkurrenzversuche war es unumgänglich notwendig zu wissen, ob die Neulinge beim Tanz überhaupt durch eine Nektarprobe von der Tänzerin über den Duft der Trachtquelle verständigt werden. Theoretisch gibt es hierfür 2 Möglichkeiten: Haftet der Sammlerin kein Außenduft an, so sind die Neulinge auf eine Nektarprobe von ihr angewiesen; ist dieser vorhanden, dann könnte er zur Orientierung genügen und eine zusätzliche Futterprobe wäre somit überflüssig.

Eine direkte Beobachtung am Stock konnte hier keine Entscheidung fällen. Zur Untersuchung wurde daher der Sammlerschar zuerst fluoreszierender Farbstoff in der duftlosen Zuckerlösung geboten und nach einer kurzen Pause normal sichtbarer, hoch konzentrierter Farbstoff in Verbindung mit einem intensiven Außenduft. Nach einer bestimmten Fütterungszeit wurden die an den Futterplatz kommenden Neulinge abgefangen und durch einen Schnitt zwischen Abdomen und Thorax halbiert. (Wichtig war die möglichst gründliche Reinigung aller verwendeten Instrumente!). Den in feinen Glaskapillaren aufgesaugten Inhalt der Honigblase

untersuchte ich dann unter dem Fluoreszenzmikroskop (Haitinger 1937 und 1938, Strugger 1949) bzw. mit bloßem Auge.

Die Durchführung ist mit einer erheblichen Schwierigkeit verbunden. Stellt man nämlich die Futterlösung etwas um, etwa durch Zugabe eines Dufts oder Beimischung eines fremdschmeckenden Farbstoffs, so dauert es eine Weile, bis die Sammlerinnen wieder ihren Eifer erreicht haben. D.h. es verstreicht eine gewisse Zeit, bis wieder Neulinge erscheinen. Geht man bei Duftstoff- oder Farbstoffzugabe gleichzeitig auf eine höhere Konzentration der Zuckerlösung über, so verkürzt sich diese Zeitspanne, ist aber nicht ganz zu beseitigen. Andererseits wird nach Ribbands und Nixon (1952) das Futter rasch im Volk verteilt. Butler (1954) schreibt, daß die Hausbiene den von der Sammlerin übernommenen Nektar nach 20 Minuten in eine Zelle ablegt. 20 Minuten nach Versuchsbeginn ist somit der gebotene Farbstoff allen Bienen zugänglich. Aus diesem Grund ist für jeden untersuchten Neuling auch die Zeit anzugeben, da er an den Futterplatz kommt. Am sichersten sind die positiven Ergebnisse an Neulingen, die kurz nach Versuchsbeginn (etwa 30 Minuten, da noch 10 Minuten für Vorbereitung und Flug des Neulings hinzugerechnet werden müssen) abgefangen werden. Die negativen Ergebnisse in dieser Zeitspanne sind nicht so eindeutig, weil von der Alarmierung vor Versuchsbeginn noch Neulinge ohne Farbstoff im Honigmagen unterwegs sein können.

Der erste dieser Versuche am 16.9.59 verlief folgendermaßen:

Ab 9.50 wurden 32 Bienen von Volk I in 975 m mit 1-molarer duftloser Zuckerlösung gefüttert. Um 11.00 begann die Versuchsfütterung mit 2-mol + Fluoreszein (Konzentration 100 mg auf 50 cm³ Zuckerlösung). Die Lösung wurde von den Sammlerinnen gut angenommen. Die Präparation der Neulinge ergab:

zwischen 11.10 - 11.20 1 +

zwischen 11.30 - 12.00 8 +

Alle an den Futterplatz kommenden Neulinge hatten also eine Futterprobe von der Tänzerin erhalten.

Nach einer kurzen Zwischenfütterung mit 1-molarer Zuckerlösung gab ich dann um 12.30 2-mol + Kongorot (100 mg auf 50 cm³ Zuckerwasser, Außenduft Citronell konz.). Es kam überhaupt nur ein Neuling (zwischen 13.00 - 13.30); sein Honigmagen enthielt den Farbstoff.

Der Versuch wurde am 18.9.59 mit Volk II in 1000 m Entfernung vom Stock wiederholt. Um 11.30 bekamen die 28 Sammelbienen 2-mol + Fluoreszein (gleiche Konzentration wie oben!), um 12.30 1-mol und um 13.00 2-mol + Kongorot, Außenduft Citronell vorgesetzt. Die Untersuchung der Neulinge hatte folgende Ergebnisse (Tabelle 1):

Tabelle 1. Ergebnisse des 2. Futterprobe-Versuchs in 1000 m Entfernung vom Stock.

Dressurfütterung	untersuchte Neulinge	
1. 2-mol + Fluoreszein	zwischen 11.40 - 11.50	1 +
11.30 - 12.30	zwischen 11.50 - 12.00	1 +
2. 2-mol + Kongorot	zwischen 13.10 - 13.20	1 +
Außenduft Citronell	zwischen 13.20 - 13.30	1 -
13.00 - 14.00	zwischen 13.30 - 14.00	2 +

Bei diesem Versuch ist ein Neuling aufgezeichnet, bei dem kein Farbstoff nachzuweisen war.

Mit den gleichen Völkern wurden auch noch Versuche in 10 m Entfernung vom Stock durchgeführt. Eine Vorprobe ergab, daß die Sammlerinnen von früheren Versuchen kein Fluoreszein mehr enthielten.

Tabelle 2 zeigt die Versuchsergebnisse an Volk I am 1.10.59.

Tabelle 2. Ergebnisse des 1. Futterprobe-Versuchs in 10 m Entfernung vom Stock.

Dressurfütterung	untersuchte Neulinge	
1. 2-mol + Fluoreszein	zwischen 12.30 - 12.40	3 +
12.30 - 13.30	zwischen 12.40 - 12.50	5 +
	zwischen 12.50 - 13.00	5 +
	zwischen 13.00 - 13.30	10 +

Fortsetzung Tabelle 2.

2. 2-mol + Kongorot	zwischen 14.00 - 14.10	6 + 1 -
Außenduft Citronell	zwischen 14.10 - 14.20	6 +
13.30 - 14.20		

Der 10 m Versuch mit Volk II am 2.10.59 ist in Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3. Ergebnisse des 2. Futterprobe-Versuchs in
10 m Entfernung vom Stock.

Dressurfütterung	untersuchte Neulinge	
1. 2-mol + Fluoreszein	zwischen 12.30 - 12.40	3 +
12.30 - 13.10	zwischen 12.40 - 12.50	4 +
	zwischen 12.50 - 13.00	8 +
	zwischen 13.00 - 13.10	7 +
2. 2-mol + Kongorot	zwischen 13.40 - 13.50	1 +
Außenduft Lavendel	zwischen 13.50 - 14.00	1 +
13.30 - 14.10	zwischen 14.00 - 14.10	3 + 1 -

Wie aus den Versuchen zu entnehmen ist, waren alle Untersuchungen bei duftloser Fütterung positiv (56 Werte); bei Duftfütterung fanden sich vereinzelt auch Neulinge, die keinen Farbstoff in ihrem Honigmagen hatten (3 von insgesamt 24 Werten waren negativ).

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Mehrzahl der Neulinge eine Nektarprobe von der Tänzerin aufnimmt.

. Frage nach dem Einfluß der Blütenform.

Bei meinen Versuchen war es teilweise notwendig, natürliche Blumen zu verwenden. Diese in einer Versuchsreihe kombinierten Blüten gehörten jeweils 2 verschiedenen Arten an. Wenn nun eine als Neuling anschwärmende Biene eine der beiden Blütensorten wählt, ist zu bedenken, ob nicht die Farbe und die Form der Blüte primär anlockend gewirkt haben oder ob etwa gar eine Benachrichtigung über die Farbe oder Form stattgefunden hat. Letzteres ist zwar unwahrscheinlich, aber nicht auszuschließen.

Eine die Farbe betreffende Nachrichtenübermittlung besteht nach unveröffentlichten Versuchen von v. Frisch nicht. Meine Aufgabe war also, die Bedeutung der Blütenform zu untersuchen.

Um klarzustellen, ob eine Nachricht über die Form einer Blume vermittelt wird, schnitt ich aus gelbem Tonpapier 3 cm große aufgeteilte und ungeteilte Blüten, die in Abb. 6 dargestellt sind.

Am 6.5.59 bot ich meinen dressierten Sammlerinnen diese künstlichen Blüten in Verbindung mit einem Außenduft. Die Blüten wurden nicht selbst beduftet, um Intensitätsunterschiede des Dufts wegen verschieden großer Flächen der Blüten zu vermeiden, sondern der Dressurduft Citronell wurde unabhängig davon (je ein Tropfen in die Versuchsschalen) gegeben.

Ich erhielt in je 5 Versuchen folgende Ergebnisse (Tabelle 4):

Tabelle 4. Versuche über den Einfluß der Blütenform am 6.5.59

Dressurfütterung	Anflüge d. Neulinge an ungeteilten Blüten	Anflüge d. Neulinge an aufgeteilten Blüten
1. auf ungeteilten Blüten	12 (36,3 %)	21 (63,7 %)
2. auf aufgeteilten Blüten	11 (18,0 %)	50 (82,0 %)

Am folgenden Tag wiederholte ich die Versuche, begann aber die Fütterung mit den aufgeteilten Blüten. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5 zusammengestellt.

Tabelle 5. Versuche über den Einfluß der Blütenform am 7.5.59

Dressurfütterung	Anflüge d. Neulinge an ungeteilten Blüten	Anflüge d. Neulinge an aufgeteilten Blüten
1. auf ungeteilten Blüten	65 (42,8 %)	87 (57,2 %)
2. auf aufgeteilten Blüten	24 (22,6 %)	82 (77,4 %)

Die Versuchsergebnisse von beiden Tagen sind in Tabelle 6 zusammengefaßt:

Tabelle 6. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse vom
6.5.59 und 7.5.59

Dressurfütterung	Anflüge d. Neulinge an ungeteilten Blüten	Anflüge d. Neulinge an aufgeteilten Blüten
1. auf ungeteilten Blüten	77 (41,6 %)	108 (58,4 %)
2. auf aufgeteilten Blüten	35 (20,9 %)	132 (79,1 %)

Vergleicht man die Ergebnisse, so sieht man, daß an beiden Versuchstagen jeweils eine deutliche Verschiebung der Versuchsergebnisse eintrat, wenn am Futterplatz die künstlichen Blüten gewechselt wurden. (Für die zusammengefaßten Werte aus Tabelle 6 ist $Q = 3,97$). Allerdings liegt in allen 4 Reihen eine Bevorzugung der aufgeteilten Blüten durch die Neulinge vor, obwohl in 2 Reihen auf ungeteilten Blüten gefüttert wurde. Eine Vermittlung auf dem Weg über die Blütenform ist somit äußerst unwahrscheinlich. Die festgestellte Verschiebung könnte dadurch erklärt werden, daß die Neulinge den dressierten Bienen nachflogen und sich beim

Umschwirren des Futterplatzes das Muster am Futterplatz verbunden mit dem Sterzelduft der Sammlerinnen einprägten und dann zu den in der Nähe aufgestellten Versuchsschablonen flogen und wählten. Dies bestätigte sich, als ich am 8.5.59 meine gezeichneten Bienen im Gitterhäuschen sammeln ließ und die gesamte Futtervorrichtung somit den suchenden Neulingen unsichtbar war. Tabelle 7 zeigt die Ergebnisse von insgesamt 10 Versuchen.

Tabelle 7. Versuchsergebnisse bei Dressur im Gitterhäuschen am 8.5.59

Dressurfütterung	Anflüge d. Neulinge an ungeteilten Blüten	Anflüge d. Neulinge an aufgeteilten Blüten
1. auf ungeteilten Blüten	66 (40,7 %)	96 (59,3 %)
2. auf aufgeteilten Blüten	59 (35,0 %)	110 (65,0 %)

Vergleicht man diese Ergebnisse, so sieht man, daß eine kleine Verschiebung auftritt, die jedoch statistisch nicht als Unterschied gesichert werden kann. ($Q = 1,09$). Den suchenden Neulingen blieb jetzt das Blütenmuster am Futterplatz verborgen. Aus all dem ist zu entnehmen, daß es sehr wichtig ist, bei Konkurrenzversuchen mit Blüten die Futtervorrichtung immer zu verdecken. (Siehe Gitterkäfig Abb. 5!).

Ähnliche Ergebnisse wie die in Tabelle 7 dargestellten erhielt ich auch, als ich am 9.5.59 meinen dressierten Bienen duftloses Zuckerwasser verbunden mit Außenduft unabhängig von Blüten bot. Die Futtervorrichtung konnte hier unbedeckt bleiben. In 5 Versuchen notierte ich insgesamt 35 Anflüge (34,0 %) der Neulinge an den ungeteilten, 68 Anflüge (66,0 %) an den aufgeteilten Blüten. Insgesamt wurden auch hier wieder die aufgeteilten Blüten bevorzugt angeflogen. Der Grund hierfür ist eine spontane Bevorzugung geteilter Formen, die schon Baumgärtner (1928) und Hertz (1937) an Bienen nachwiesen und die angeboren ist.

Für meine Blütenversuche wichtig war noch die Frage, ob die spontane Bevorzugung geteilter Formen so weit geht, daß der Dressurduft übersehen wird. Ich fütterte dazu die Sammlerinnen mit 2-molarer duftloser Zuckerlösung in Verbindung mit dem Außenduft Citronell. In den Versuchen am 9.5.59 bot ich dann die aufgeteilten Blüten mit Lavendel, die ungeteilten Blüten mit Citronell. In 5 Versuchen wurden die ungeteilten Blüten + Citronell von den anfliegenden Neulingen 67 mal (100 %) besucht, die aufgeteilten Blüten mit dem fremden Duft dagegen kein einziges Mal befliegen.

Das zeigte also, wie erwartet, daß der Dressurduft die spontane Bevorzugung geteilter Formen an Wirkung übertrifft.

Untersuchung des Hauptproblems.

I. Versuche mit Blütendüften.

Diese Versuche wurden fast alle auf dem Oberwiesenfeld durchgeführt. Kommt ein anderer Versuchsort in Frage, so ist es besonders vermerkt.

Ich arbeitete mit folgenden Blütenpaaren:

Philadelphus lemoinei und *Tilia cordata*.

Beide Arten sind intensiv duftende, gut besuchte Bienenblumen, vor allem die Linde, die eine sehr ergiebige Nektarquelle darstellt.

Zu den Vorversuchen wurden den gezeichneten Sammlerinnen in 10 m und 900 m Entfernung vom Stock Linde und falscher Jasmin einzeln geboten, sowohl als Innen- wie auch als Außenduft. In den Vorversuchen fanden wenige Verwechslungen statt; die Neulinge setzten sich fast nur auf diejenigen Blüten, die bei der Fütterung gegeben waren.

Phlox paniculata und *Oenothera biennis*.

Phlox ist zwar keine Bienenblume, hat aber einen intensiven Geruch, der nach Lindauer (1948) die Bientänze positiv beeinflusst. *Oenothera* ist eine stark duftende, wegen des reichen Pollens häufig besuchte Bienenblume. Die Vorversuche in 10 und 1000 m Entfernung vom Stock fielen wieder positiv aus, d.h. die Neulinge erkannten Phlox und *Oenothera* genau, wenn diese den Sammlerinnen am Futterplatz einzeln geboten waren, einmal als Innenduft, einmal als Außenduft.

Phlox paniculata und *Cyclamen europaeum*.

Mit diesen beiden intensiv duftenden Blumen, von denen nur *Cyclamen* eine Bienenblume ist, hat v. Frisch (1946) den ersten Konkurrenzversuch durchgeführt. Ich wiederholte diesen dann im Sommer 1959 in Brunnwinkl am Wolfgangsee. Die Vorversuche konnte ich in diesem Fall unterlassen, weil sie schon bei v. Frisch (1946) als positiv beschrieben sind.

Solidago uliginosa und *Caryopteris divaricata*.

Beide Blüten sind fremdländische vielbesuchte Bienenblumen. *Solidago uliginosa* ist großblütiger als unsere gewöhnliche *Solidago virgaurea* (= gemeine Goldrute) und duftet schwach. *Caryopteris* ist eine blaue Verbenacee aus Japan mit intensiv würzigem Geruch. Mit diesen beiden Blumen versuchte ich eine Kombination einer stark und einer schwach duftenden Blüte.

Die Vorversuche mit *Caryopteris* hatten positive Ergebnisse, die Neulinge erkannten den Duft zielsicher, ob er nun allein als Innenduft oder als Außenduft geboten wurde. Bei der schwach duftenden Goldrute waren die Neulinge teilweise desorientiert.

Sedum spurium und *Buddleia davidii*.

Bei dieser Versuchsreihe waren wieder eine intensiv und eine schwach duftende Art kombiniert. Beide Blüten sind blauviolett und wegen ihres Nektars von Bienen gut besucht. *Sedum*, eine echte Bienenblume, duftet sehr zart, während *Buddleia*, die eigentlich eine Schmetterlingsblüte ist, einen intensiven Geruch hat. Die Vorversuche zu dieser Reihe fielen infolge starken Windes teilweise negativ aus. Eine Wiederholung war wegen Mangel an Material unmöglich.

Die Ergebnisse der Konkurrenzversuche mit Blüten sind in Tabelle 8 zusammengestellt.

Tabelle 8. Konkurrenzversuche mit Blüten.

	10 m	1000 m	
Dressurfütterung	Anflüge der Neulinge an	Anflüge der Neulinge an	Q = Wert für statistische Sicherung
<i>Philadelphus</i> Innenduft	14 (20,0 %)	0 (0,0 %)	1,96
<i>Tilia</i> Außenduft	56 (80,0 %)	18 (100,0 %)	
<i>Tilia</i> Innenduft	17 (19,3 %)	5 (100,0 %)	4,37
<i>Philadelphus</i> Außenduft	71 (80,7 %)	0 (0,0 %)	

Fortsetzung Tabelle 8.

Phlox Innenduft	84 (73,7 %)	4 (33,3 %)	3,0
Oenothera Außenduft	30 (26,3 %)	8 (66,7 %)	
Oenothera Innenduft	49 (21,7 %)	6 (40,0 %)	1,64
Phlox Außenduft	177 (78,3 %)	9 (60,0 %)	
Phlox Innenduft	94 (57,0 %)	234 (54,2 %)	0,6
Cyclamen Außenduft	71 (43,0 %)	198 (45,8 %)	
Cyclamen Innenduft	6 (13,0 %)	188 (70,9 %)	10,2
Phlox Außenduft	40 (87,0 %)	77 (29,1 %)	
Solidago Innenduft	1 (0,6 %)	1 (3,2 %)	0,9
Caryopteris Außenduft	161 (99,4 %)	31 (96,8 %)	
Caryopteris Innenduft	91 (88,3 %)	27 (96,4 %)	1,2
Solidago Außenduft	12 (11,7 %)	1 (3,6 %)	
Sedum Innenduft	69 (39,4 %)	0 (0,0 %)	2,37
Buddleia Außenduft	106 (60,6 %)	9 (100,0 %)	
Buddleia Innenduft	50 (86,2 %)	47 (73,4 %)	1,82
Sedum Außenduft	8 (13,8 %)	17 (26,6 %)	

Dazu Abb. 7 mit 12 und 14 mit 17.

Vergleicht man die mit diesen 5 Blütenpaaren durchgeführten 10 Versuchsreihen (Tabelle 8) untereinander, so ergeben sich 3 abgegrenzte Gruppen:

1. In 2 Versuchsreihen erhielt ich in der Nähe eine Bevor-

zugung des Innenduftes, in großer Entfernung des Außenduftes, also eine Umkehr der erwarteten Ergebnisse:

Phlox Innenduft - Oenothera Außenduft (Abb. 9)

Sedum Innenduft - Buddleia Außenduft (Abb. 16).

Es mag dabei folgendes eine Rolle gespielt haben: ich notierte beide Male in 10 m Entfernung vom Stock starken Wind bzw. Sturm, bei den entsprechenden Fernversuchen dagegen klares, ruhiges Wetter. Der Wind blies während des kurzen Rückfluges von 10 m-Futterplatz den größten Teil des intensiven Duftes aus dem Pelz der Bienen aus, so daß sich die geworbenen Neulinge nach dem Innenduft richten mußten. Diese beiden Versuchsreihen zeigen sehr deutlich, welche Bedeutung man dem Wind in bezug auf die Duftvermittlung durch Sammelbienen zuschreiben muß.

2. Nur in 2 Fällen bestand ein statistisch gesicherter Unterschied zwischen den Ergebnissen in der Nähe des Stocks und denen in größerer Entfernung, so wie es bei v. Frisch (1946) beschrieben ist:

Tilia Innenduft - Philadelphus Außenduft (Abb. 8)

Cyclamen Innenduft - Phlox Außenduft (Abb. 12).

Hier orientierten sich die verständigten Bienen in 10 m Entfernung mehr nach dem Außenduft; auf 1000 m dressiert konnten die Tänzerinnen fast nur noch den Innenduft vermittelt haben. Obwohl der Außenduft intensiv war, ging er beim Rückflug der Sammlerinnen vom entfernten Futterplatz durch starke Durchlüftung des Pelzes teilweise verloren. Da nun der Außenduft zu schwach war, wurde der Innenduft von den Neulingen als Orientierungsmittel benutzt. Dagegen war beim Rückflug vom 10 m-Futterplatz die Durchlüftung entsprechend geringer und die Neulinge richteten sich nach dem Außenduft.

3. In 6 Versuchsreihen ergab sich nach statistischer Berechnung keine Verschiebung. Diese Versuche gliedern sich in verschiedene Untergruppen:

- a) Die erste Gruppe bringt Versuche, bei denen eine stark duftende und eine schwach duftende Blüte kombiniert waren, wobei die stark duftende Blüte als Außenduft geboten war:
- Solidago Innenduft - Caryopteris Außenduft (Abb. 14).
- Weiterhin gehören in diese Gruppe die Versuche, bei denen eine intensiv duftende und biologisch bedeutende Blüte als Außenduft gegeben war:
- Philadelphus Innenduft - Tilia Außenduft (Abb. 7).
- Daß nach der Dressur auf 10 m Entfernung bei den Suchflügen der Neulinge der Außenduft ausschlaggebend war, ist verständlich. Da er sehr intensiv war, wirkte er auch noch bei einer Dressur in 1000 m Entfernung bei der Alarmierung, d.h. er ging beim Rückflug nicht aus dem Pelz der Sammlerinnen verloren. Daraus ist zu entnehmen, daß Tilia und Caryopteris einen besonders gut am Bienenkörper haftenden Duft besitzen.
- b) Die zweite Gruppe enthält ebenfalls Versuche aus der Kombination stark und schwach duftende Blüten. Hier war aber die intensiv duftende Blüte jeweils als Innenduft gegeben:
- Caryopteris Innenduft - Solidago Außenduft (Abb. 15)
- Buddleia Innenduft - Sedum Außenduft (Abb. 17).
- Die Neulinge bevorzugten in den Versuchen immer den Innenduft, auch schon in 10 m Entfernung vom Stock. Der Außenduft war offensichtlich so schwach, daß er den Sammlerinnen selbst beim Rückflug vom 10 m Futterplatz verloren ging. Die relativ viel stärkere Konzentration des Innendufte war dagegen nicht zu übersehen und die Neulinge orientierten sich bevorzugt nach dem Innenduft.
- c) Die dritte Gruppe umfaßt Versuche mit einem gleich intensiv duftenden Blütenpaar:
- Oenothera Innenduft - Phlox Außenduft (Abb. 10)
- Phlox Innenduft - Cyclamen Außenduft (Abb. 11).
- Man würde bei diesen Versuchen die gleiche deutliche Verschiebung erwarten, wie sie unter 2 beschrieben

ist. Die Ursache für die tatsächlichen Ergebnisse ist nicht geklärt. Möglicherweise waren es Faktoren in der Blüte selbst (Büdel 1959) oder solche klimatischer Art (außer Wind; vgl. 1), die diese eigenartigen Ergebnisse verursachten.

Wie sehr die Ergebnisse einzelner Versuche schwanken konnten, soll folgendes Beispiel zeigen:

Mit Phlox Innenduft - Cyclamen Außenduft in 10 m Entfernung vom Stock arbeitete ich am 11.8.59 und am 14.8.59. Beide Tage waren warme Sommertage mit einiger Bewölkung und leichtem Wind. Die Ergebnisse aber waren völlig voneinander verschieden. (Abb. 13). Am 11.8.59 orientierten sich 81,7 % der Neulinge nach dem Innenduft Phlox, 18,3 % nach dem Außenduft Cyclamen; am 14.8.59 suchten nach derselben Fütterung 20,9 % der Neulinge auf Phlox, 79,1 % auf Cyclamen. Das entspricht einem statistisch sicherbaren Unterschied von $Q = 9,75$. Statistische Sicherung hat aber nur einen Sinn, wenn abgesehen von dem Faktor, dessen Einfluß geprüft werden soll, die übrigen Bedingungen gleich sind. Zwar hat man bei diesen Experimenten die Versuchsanordnung selbst weitgehend in der Hand, nicht aber gewisse Außenfaktoren, vor allem klimatischer Art, welche die Intensität und Qualität des Blütenduftes beeinflussen können. Im vorliegenden Fall hatte es vor dem Versuch am 14.8.59 geregnet und es war mir aufgefallen, daß das Phloxduftwasser keinen so reinen Geruch hatte wie bei früheren Versuchen. Um diese Schwierigkeiten auszuschalten, müßte man die Versuche so vielmals wiederholen, wie es wegen des Zeit-, Material- und Personalaufwandes, den jeder einzelne Versuch erfordert, praktisch nicht durchführbar ist. So wurde ich zu Versuchen mit künstlichen Duftstoffen veranlaßt.

I. Konkurrenzversuche mit künstlichen Duftstoffen.

Blütenduft ist eine sehr variable Größe, denn er ist von vielerlei Faktoren, vor allem klimatischer Art abhängig. Um diese in den Blüten liegende Variabilität auszuschalten, wiederholte ich die Konkurrenzversuche mit künstlichen Duftstoffen, wobei ich die Konzentration möglichst optimal festlegte und immer konstant hielt. Ich wählte eine Konzentration, die nach Kaschef (1957) gut bzw. optimal tanzanregend ist. Das sind rund 2 mm^3 Duftstoff auf 100 cm^3 2-molarer Zuckerlösung. Als Außenduft bot ich die Duftstoffe in der gleichen Verdünnung, nämlich 2 mm^3 Duftstoff auf 100 cm^3 destilliertes Wasser. Ein Kontrollversuch zeigte, daß für die Bienen der Duftstoff gleich riecht, ob er mit Saccharoselösung oder mit Wasser verdünnt ist. Ich fütterte dazu am 4.8.57 meine Sammlerinnen mit einer Lavendelduftlauge und bot dann den Neulingen 2 Petrischalen zur Wahl; und zwar Lavendel in der gleichen Verdünnung wie bei der Fütterung, einmal in Wasser, einmal in Zuckerlösung. Die Neulinge setzten sich dann 72 mal (48,9 %) auf die eine, 75 mal (51,1 %) auf die andere Schale, d.h. es besteht für sie durch das Verdünnungsmittel kein Unterschied in der Duftqualität. Wichtig ist nur, daß die Duftkonzentrationen exakt gleich sind.

Zu den Konkurrenzversuchen verwendete ich folgende Duftstoffe:

Von der Firma Schmoller & Bompard, Grasse, Südfrankreich

Anisöl	Orangenblütenöl
Bergamotteöl	Pfefferminzöl
Citronellöl	Rosmarinöl
Geraniumöl	Thymianöl
Lavendelöl	

von der Firma Schimmel & Co., Miltz bei Leipzig

Fenchelöl	Kümmelöl
Melissenöl	

1. Versuche auf dem Oberwiesenfeld.

Die Versuche auf dem Oberwiesenfeld führte ich, um Zeit zu sparen, mit 2 Völkern durch, die parallel nach Süden dressiert waren. An allen Versuchstagen verzeichnete ich ungefähr gleiches Wetter mit leichtem bis mäßigem Wind um 0, das war Seitenwind für meine Sammlerinnen.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 9 zusammengefaßt.

Tabelle 9. Konkurrenzversuche mit künstlichen Duftstoffen.

Dressurfütterung	10 m Anflüge der Neulinge an	1000 m Anflüge der Neulinge an	Q = Wert für statistische Sicherung
Thymian Innenduft	120 (90,9 %)	72 (80,0 %)	2,56
Orange Außenduft	12 (9,1 %)	18 (20,0 %)	
Orange Innenduft	50 (50,0 %)	5 (71,4 %)	1,01
Thymian Außenduft	50 (50,0 %)	2 (28,6 %)	
Kümmel Innenduft	59 (75,6 %)	2 (100,0 %)	1,81
Rosmarin Außenduft	19 (24,4 %)	0 (0,0 %)	
Rosmarin Innenduft	28 (57,1 %)	16 (72,7 %)	1,27
Kümmel Außenduft	21 (42,9 %)	6 (27,3 %)	
Anis Innenduft	262 (85,4 %)	110 (95,7 %)	2,75
Melisse Außenduft	46 (14,6 %)	5 (4,3 %)	
Melisse Innenduft	119 (46,7 %)	34 (69,4 %)	2,91
Anis Außenduft	136 (53,3 %)	15 (30,6 %)	

Fortsetzung Tabelle 9.

Citronell Innenduft	80 (54,4 %)	73 (76,8 %)	3,45
Geraniol Außenduft	67 (45,6 %)	22 (23,2 %)	
Geraniol Innenduft	149 (59,6 %)	61 (74,4 %)	2,37
Citronell Außenduft	101 (40,4 %)	21 (25,6 %)	
Bergamotte Innenduft	185 (40,6 %)	54 (62,8 %)	3,83
Fenchel Außenduft	271 (59,4 %)	32 (37,2 %)	
Fenchel Innenduft	354 (90,1 %)	58 (95,1 %)	1,24
Bergamotte Außenduft	39 (9,9 %)	3 (4,9 %)	
Lavendel Innenduft	75 (83,3 %)	125 (96,2 %)	2,62
Pfefferminz Außenduft	15 (16,7 %)	5 (3,8 %)	
Pfefferminz Innenduft	42 (38,5 %)	84 (86,6 %)	7,10
Lavendel Außenduft	67 (61,5 %)	13 (13,4 %)	

Dazu Abb. 18 mit 29.

In keiner der 12 Versuchsreihen bestimmte der Außenduft in der Nähe des Stocks 100 %ig die Suchflüge der Neulinge, so wie öfters bei Blütenversuchen. Es ergab sich vielmehr, daß Innenduft und Außenduft ungefähr gleich wirksam waren, bzw. daß der Innenduft auch schon hier bevorzugt wurde, was wohl an der schwachen Konzentration der Duftstoffe lag.

Bei den Fernversuchen orientierten sich die Neulinge relativ häufiger nach dem Innenduft; der Außenduft ging auf dem langen Rückweg verloren.

Und nun zu den Einzelergebnissen:

Der Versuch Thymian Innenduft - Orange Außenduft (Abb. 18) ergab einen leichten relativen Abfall des Innenduftes mit der Entfernung, der sich allerdings nur schwach sichern ließ. Der Grund hierfür ist nicht klar, die Witterungsverhältnisse waren bei 10 m und 1000 m ungefähr die gleichen.

Alle anderen Versuchsreihen zeigten, wie erwartet, eine Verschiebung der Ergebnisse in Richtung Innenduft mit zunehmender Entfernung, die sich aber nur in 7 Fällen statistisch sichern ließ. Bei 3 von diesen 7 Reihen erfolgte sogar eine Umkehrung, d.h. in der Nähe lag eine Bevorzugung des Außenduftes, in größerer Entfernung eine absolute Bevorzugung des Innenduftes vor, nämlich bei

Melisse Innenduft - Anis Außenduft (Abb. 23 a und b)

Bergamotte Innenduft - Fenchel Außenduft (Abb. 26 a u. b)

Pfefferminz Innenduft - Lavendel Außenduft (Abb. 29 a u. b).

Vergleiche dazu:

Tilia Innenduft - Philadelphus Außenduft (Abb. 8)

Cyclamen Innenduft - Phlox Außenduft (Abb. 12).

Die restlichen 4 Versuchsreihen mit einer nur relativen Verschiebung waren:

Anis Innenduft - Melisse Außenduft (Abb. 22 a und b)

Citronell Innenduft - Geraniol Außenduft (Abb. 24 a u. b)

Geraniol Innenduft - Citronell Außenduft (Abb. 25 a u. b)

nicht gesichert, aber wahrscheinlich

Lavendel Innenduft - Pfefferminz Außenduft (Abb. 28 a u. b).

Keinen statistisch sicherbaren Unterschied erhielt ich bei

Orange Innenduft - Thymian Außenduft (Abb. 19)

Kümmel Innenduft - Rosmarin Außenduft (Abb. 20)

Rosmarin Innenduft - Kümmel Außenduft (Abb. 21)

Fenchel Innenduft - Bergamotte Außenduft (Abb. 27 a u. b).

Da die Versuche mit künstlichen Duftstoffen einheitlicher ausfielen, ist es erlaubt, sie miteinander zu verglei-

chen. Faßt man alle Ergebnisse zusammen, so erhält man eine deutliche relative Verschiebung von Innen- und Außenduft mit zunehmender Entfernung, die in Abb. 30 dargestellt ist ($Q = 9,74$):

10 m: Innenduft 64,3 % - Außenduft 35,7 % (Abb. 30 a)
 975 m: Innenduft 83,0 % - Außenduft 17,0 % (Abb. 30 b).
 Bei rund 1000 m bestimmte also der Außenduft noch zu durchschnittlich 17,0 % die Suchflüge der Neulinge; um zu sehen, ob seine Bedeutung weiter abnahm, wenn die dressierten Bienen längere Strecken durchfliegen mußten, wiederholte ich die Versuche in noch größerer Entfernung.

2. Versuche in Forstenried.

Ich dressierte dazu ein neues Volk im Forstenrieder Park in der Schneise Max-Joseph Geräumt 2100 m nach Süden.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 10 zusammengestellt.

Tabelle 10. Konkurrenzversuche mit künstlichen Duftstoffen in 2100 m Entfernung vom Stock.

Dressurfütterung	Anflüge der Neulinge an	Abb.
Anis Innenduft	162 (94,2 %)	22 c
Melisse Außenduft	10 (5,8 %)	
Melisse Innenduft	58 (50,4 %)	23 c
Anis Außenduft	57 (49,6 %)	
Citronell Innenduft	38 (65,5 %)	24 c
Geraniol Außenduft	20 (34,5 %)	
Geraniol Innenduft	20 (52,6 %)	25 c
Citronell Außenduft	18 (47,4 %)	
Bergamotte Innenduft	31 (41,9 %)	26 c
Fenchel Außenduft	43 (58,1 %)	
Fenchel Innenduft	37 (82,2 %)	27 c
Bergamotte Außenduft	8 (17,8 %)	

Fortsetzung Tabelle 10.

Lavendel Innenduft	13 (86,7 %)	28 c
Pfefferminz Außenduft	2 (13,3 %)	
Pfefferminz Innenduft	25 (80,6 %)	29 c
Lavendel Außenduft	6 (19,4 %)	

Die Ergebnisse waren zuerst verblüffend. Vergleicht man nämlich die Versuche von Oberwiesenfeld und von Forstenried, so zeigt sich, daß der Außenduft nicht, wie erwartet, weiter an Bedeutung abnahm, sondern erheblich größeren Einfluß hatte. (Abb. 30 c). Die Neulinge orientierten sich in Forstenried zu durchschnittlich 30,0 % nach dem Außenduft und zu 70,0 % nach dem Innenduft. Die Temperatur lag in Forstenried durchschnittlich um einige °C höher als bei den entsprechenden Versuchen auf dem Oberwiesenfeld. Bei höherer Temperatur wird die Sammlerin stärker beduftet als bei niedriger, die Duftabgabe dagegen ist in beiden Temperaturbereichen, abgesehen von der Flugstrecke, die gleiche, weil die Arbeitsbienen im Flug ihre Temperatur regulieren. (Esch 1960). Eine weitere Möglichkeit liegt darin, daß die Windverhältnisse andere waren. Oberwiesenfeld stellt einen extrem offenen Landschaftstyp dar und ich notierte bei allen Versuchen mit künstlichen Duftstoffen leichten bis mäßigen Wind um Ost. In Forstenried, einem geschlossenen Landschaftstyp, dagegen hatte ich praktisch Windstille. Der den Sammlerinnen äußerlich anhaftende Duft wurde hier weit weniger ausgeblasen. Ein Vergleich zwischen den Versuchsergebnissen von Oberwiesenfeld und Forstenried zeigt, daß der Außenduft in windgeschützten Gegenden und an windstillen Tagen auch bei großer Entfernung noch wesentlich als Orientierungsmittel auf den Suchflügen der Neulinge verwendet wird. Aus den unterschiedlichen Ergebnissen ist zu entnehmen, welche Rolle Wind und Temperatur bei der Duftvermittlung durch Sammelbienen spielen.

Diskussion.

Es ist bekannt, daß sowohl der Innenduft (= Duft, den man den Sammlerinnen in der Futterlösung gibt) als auch der Außenduft (= Duft, den die Sammelbienen im Pelz mit in den Stock bringen) jeder für sich allein als Verständigungsmittel im Bienenstock verwendet werden kann. Immer dann, wenn der Futterplatz beduftet wird, erhöht sich die Zahl der Neulinge erheblich, gleich ob man dabei einen tanzhemmenden Duftstoff wie Skatol (Lindauer 1948) bietet oder Citronell, das die Bientänze positiv beeinflusst. Das Auffinden des Zieles wird den Neulingen zweifellos durch den beim Tanz übermittelten Duftstoff erleichtert. Es könnte hinzukommen, daß im Stock durch den starken, der Tänzerin anhaftenden Duft mehr Neulinge alarmiert werden. Diese letzte Frage ließ sich nicht klar beantworten.

Bietet man Innen- und Außenduft gleichzeitig und in verschiedenen Entfernungen vom Stock, so erwartet man, daß in der Nähe der Außenduft, in großer Entfernung der Innenduft das Verhalten der geworbenen und daraufhin ausfliegenden Bienen bestimmt. Man vermutet eine strikte Abhängigkeit der Bedeutung des Innendufts und Außendufts von der Entfernung der Futterquelle. Die Frage ist jedoch verwickelter, als es zunächst den Anschein hatte.

Voraussetzung für die Konkurrenzversuche ist, daß die Duftlaugen genau so riechen wie die Blüten bzw. die äußerlich gebotenen Duftstoffe. Dies wurde untersucht und auch bestätigt.

Weiterhin ist für die Untersuchung wichtig, ob die angeworbenen Bienen stets auch eine Information durch den Innenduft vermittelt bekommen. Vor allem war zu prüfen, ob sie auch dann eine Nektarprobe von der Tänzerin aufnehmen, wenn dieser der Außenduft deutlich anhaftet und dadurch für die Neulinge der Futterplatz geruchlich eindeutig beschrieben ist. Dies war durch direkte Beobachtung nicht zu klären. Deshalb setzte ich den Sammlerinnen gefärbtes Zuckerwasser vor. Hatten die Neulinge beim Tanz eine Futterprobe erhalten, so mußte sich die Farbe in ihrem Honigmagen befinden. Die Annahme erwies sich

als richtig und somit stellte sich heraus, daß die Neulinge nicht zufällig, sondern ziemlich regelmäßig eine Nektarprobe bekommen.

Da ich einen Teil der Arbeit mit natürlichen Blüten durchführte, mußte geklärt werden, ob verschiedene Blütenformen das Verhalten der Neulinge irgendwie beeinflussen. Es stellte sich heraus, daß sich die suchenden Neulinge das Blütenmuster an der Trachtquelle in Verbindung mit dem Sterzelduft der Sammlerinnen einprägen und an den Versuchsschalen entsprechend wählen können. Dieser Versuchsfehler wurde ausgeschaltet, indem die Futteranordnung mit einem Gitterhäufig überdeckt wurde.

Innenduft und Außenduft sind keineswegs gleichwertige Faktoren. Der Innenduft wird mit der Futterlösung aufgenommen und abgeschlossen in den Stock gebracht. Zwar entnimmt die Sammelbiene diesem Vorrat einige mm^3 , um beim Rückflug ihren Energiestand aufrechtzuerhalten. Dabei wird aber der Innenduft weder qualitativ noch quantitativ verändert. Die Konzentration des Innendufts, den die Biene mit in den Stock bringt, entspricht also genau der der Futterlösung. Anders ist es beim Außenduft. Die Intensität des Außendufts, der einer Arbeitsbiene anhaftet, ist abhängig von verschiedenen äußeren Faktoren:

1. Klimafaktoren:

- a. Bei niedriger Temperatur duften die Blüten weniger intensiv, daher wird die sammelnde Biene weniger stark beduftet; andererseits verlängert niedrige Temperatur die Saugzeit der Biene. (Gendot 1907, Armbruster 1921, Betts 1929, Gontarski 1935).
- b. Mit Zunahme der Luftfeuchtigkeit erhöht sich die Haftbarkeit der Duftstoffe am Bienenkörper. (Steinhoff 1948).
- c. Wind bläst den Duft aus dem Pelz des Bienenkörpers. Außerdem ist bei Gegenwind die Zeit des Rückfluges und damit der Durchlüftung verlängert. (v. Frisch und Lindauer 1955).

2. Je größer die Entfernung ist, umso länger ist die Saugzeit, da die Bienen den Honigmagen stärker füllen. (Schua 1952). Durch den längeren Rückflug wiederum wird der Bienenkörper stärker durchlüftet.
3. An einer jungen, noch gut behaarten Biene haftet der Duftstoff besser als an Bienen, deren Abdomen schon stark abgescheuert ist. (Steinhoff 1948).

Bei den Konkurrenzversuchen ergab sich überraschenderweise, daß der Außenduft auch in großer Entfernung bevorzugt wirksam sein kann, wenn er intensiv ist und beim Rückflug der Sammlerinnen nicht durch starken Wind aus dem Pelz ausgeblasen wird. Die Frage ist nun, ob die Neulinge, die die Futterprobe annehmen, diese auch sofort geruchlich prüfen. Der Außenduft wird sicher eindeutig wahrgenommen; die Neulinge betasten während des ganzen Tanzes eifrig das Abdomen der Sammlerin. Ob der Innenduft während der kurzen Zeit des Übernehmens der Nektarprobe genau so intensiv geprüft wird, ist fraglich. So wäre es denkbar, daß die gewonnenen Neulinge die primäre Information während des Tanzes in Form des Außendufte übernehmen. Erhalten sie dabei keine genaue Beschreibung, dadurch, daß der Außenduft durch starken Wind oder weiten Weg geschwächt ist, dann suchen sie Information im Innenduft, der also erst sekundär wirksam wäre. Ist dieser relativ viel intensiver als der Außenduft, so hat er von vorne herein durchgreifende Wirkung und die Neulinge orientieren sich nur nach dem Innenduft.

Es hat sich keineswegs immer eine Abhängigkeit der Konkurrenzmöglichkeiten von Innen- und Außenduft von der Entfernung gezeigt. Vor allem bei Blütenversuchen waren die Ergebnisse sehr uneinheitlich. Hier sind allerdings die Fehlerquellen durch die natürliche Variabilität der Duftentwicklung in der Blüte größer als bei Versuchen mit künstlichen Duftstoffen, bei denen diese Variabilität durch Gleichhalten der Konzentration wegfällt. Bei diesen Versuchen ergab sich denn auch eine leichte Verschiebung der Ergebnisse mit der Entfernung, die man allgemein annehmen darf, wenn

Innen- und Außenduft gleich intensiv sind. Es zeigte sich, daß diese Verschiebung keineswegs immer so deutlich zutage treten muß wie bei v. Frisch (1946) beschrieben ist. Nur in 5 von insgesamt 22 durchgeführten Versuchsreihen verzeichnete ich das gleiche Ergebnis. Wo die Verschiebung nicht auftritt, da ist sie wahrscheinlich von anderen nicht genauer definierten Faktoren (vor allem klimatischer Art) verdeckt oder sogar überkompensiert (bei Wind; vgl. Abb. 9 und 16). Die vorliegende Zeit hat nicht ausgereicht, diese Faktoren einzeln zu erfassen und herauszuschälen.

Abschließend kann man sagen, daß die Bienen, gleich in welcher Entfernung sie sammeln, zwei Möglichkeiten zur Verständigung über den Duft einer Trachtquelle haben, die sich unter natürlichen Bedingungen gegenseitig ergänzen. Wonach sich die Neulinge unter den unnatürlichen Bedingungen des Konkurrenzversuches richten, ist abhängig von der Intensität der verwendeten Duftstoffe und von äußeren Faktoren.

Zusammenfassung.

1. Mit gefärbter Futterlösung wurde nachgewiesen, daß die Neulinge mit großer Regelmäßigkeit eine Nektarprobe von der Tänzerin erhalten.
2. Ist der Futterplatz in der Nähe des Stocks, dann orientieren sich die Neulinge entweder vorzugsweise nach dem Innenduft oder fast ausschließlich nach dem Außenduft oder nach beiden. Dabei können die Einzelergebnisse bei einem verwendeten Duftstoff- oder Blütenpaar infolge klimatischer und mikroklimatischer Faktoren erheblich schwanken.
3. Auch dann, wenn die Arbeiterinnen in großer Entfernung auf biologisch wichtigen oder intensiv duftenden Blüten sammeln, richten sich die meisten Neulinge nach dem Außenduft. Sie orientieren sich nur dann vorwiegend nach dem Innenduft, wenn dieser intensiv, der Außenduft aber sehr schwach ist.
4. Eine leichte Verschiebung der Bedeutung von Innen- und Außenduft in Richtung Innenduft mit zunehmender Entfernung darf man allgemein annehmen, wenn Innen- und Außenduft gleich intensiv sind, was den natürlichen Bedingungen entspricht. Sie muß allerdings nicht immer so deutlich sein wie bei den Versuchen von Prof. v. Frisch (1946) und kann von anderen nicht genauer definierten Faktoren überdeckt sein.
5. Starker Wind verschiebt die Verständigung über den Duft der Futterquelle auch bei Dressur in 10 m Entfernung vom Stock erheblich in Richtung Innenduft.
6. In windstiller Umgebung wird der Außenduft nicht so sehr aus dem Pelz der Sammelbienen ausgeblasen. Er wirkt dann noch entscheidend auf das Verhalten der suchenden Neulinge ein, selbst wenn er in einer Entfernung von über 2 km geboten wird.

Literatur.

- ARMBRUSTER, Ludwig: Vergleichende Eichungsversuche an Bienen und Wespen. Arch. f. Bienenkunde 3, 219 - 230 (1921).
- BAUMGÄRTNER, Herbert: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. 7, 56 - 143 (1928).
- BETTS, Annie D.: Das Aufnahmevermögen der Bienen beim Zuckerwasserfüttern. Arch. f. Bienenkunde 10, 301 - 311 (1929).
- BÜDEL, A.: Das Mikroklima der Blüten in Bodennähe. Z. f. Bienenforschung 4, Heft 7 (1959).
- BUTLER, Colin G.: Die Honigbiene. Düsseldorf-Köln 1957.
- BUTTEL-REEPEN, H. v.: Der Geruchssinn der Biene. Bienenwirtschaftliches Zbl. 1905, 99.
- ESCH, Harald: Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifica*. Z. f. vergl. Physiol. 43, 305 - 335 (1960).
- FISCHER, Wilhelm: Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 39, 634 - 659 (1957).
- FRISCH, K. v.: Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Zool. Jb. f. Allgem. Zool. 37 (1919). - Über die Sprache der Bienen. Jena 1923. - Versuche über den Geschmacksinn der Bienen. Naturw. 15. Jahrg., 321 - 327 (1927). - Über den Geschmacksinn der Biene. Z. vergl. Physiol. 21, 1 - 156 (1934). - Versuche über die Lenkung des Bienenfluges durch Duftstoffe. Naturw. 31. Jahrg., Heft 39/40, 445 - 460 (1943). - Die Sprache der Bienen und ihre Nutzenanwendung auf Landwirtschaft und Imkerei. Experientia Vol. II, 397 - 404 (1946). - Duftgelenkte Bienen im Dienste der Landwirtschaft und Imkerei. Wien 1947. - Die Sprache der Bienen. Separatum Istanbul 1949. - Aus dem Leben der Biene, Berlin 1953.
- FRISCH, K. v. und LINDAUER, M.: Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. Naturw. 42. Jahrg., Heft 13, 377 - 385 (1955).
- FRISCH, K. v. und RÖSCH, G. A.: Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die Verständigung im Bienenvolk. Z. vergl. Physiol. 4, 1 - 21 (1926).

- GEBELEIN-HEITE: Statistische Urteilsbildung. Berlin 1951.
- GENDOT, Georges: Eau necessaire aux abeilles. L'Apiculteur 51, 164 - 168 (1907).
- GONTARSKI, Hugo: Leistungsmessungen an einer einzelnen Honigbiene. Arch. f. Bienenkunde 12, 330 - 335 (1931). - Leistungsphysiologische Untersuchungen an Sammelbienen. (Apis mellifica). Arch. f. Bienenkunde 16, 107 - 125 (1935).
- HAITINGER, Max: Fluoreszenzanalyse in der Mikrochemie. Wien und Leipzig 1937. - Fluoreszenzmikroskopie. Leipzig 1938.
- HEGI, Gustav: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, München 1906 - 1936.
- HERTZ, M.: Beitrag zum Farbsinn und Formensinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. 24, 413 (1937).
- KAPPEL, Irmgard: Die Form des Saffthalters als Anreiz für die Sammeltätigkeit der Bienen. Z. vergl. Physiol. 34, 539 - 546 (1953).
- KASCHEF, Ahmed: Über die Einwirkung von Duftstoffen auf die Bientänze. Z. vergl. Physiol. 29, 562 - 576 (1957).
- KNUTH, Paul: Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898.
- LINDAUER, Martin: Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. Z. vergl. Physiol. 31, 348 - 412 (1948). - Die gegenseitige Verständigung bei den stachellosen Bienen. Z. vergl. Physiol. 41, 405 - 434 (1958).
- RIBBANDS: The scent perception of the honey bee. Proc. Roy. Soc., Ser. B 143, 367 - 379, London 1955.
- RIBBANDS and NIXON: Food transmission within the honey bee community. Proc. Roy. Soc., Ser. B 140, London 1952.
- ROEDER, Kenneth D.: Insects Physiology. New York 1953.
- SCHICK, Wolfgang: Die Wirkung von Giftstoffen auf die Tänze der Bienen. Z. vergl. Physiol. 35, 105 - 128 (1953).
- SCHUA, Leopold: Untersuchungen über den Einfluß meteorologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 34, 258 - 277 (1952). - Hat die Entfernung der Trachtquelle vom Stock einen Einfluß auf die Saugleistung der Bienen? Z. vergl. Physiol. 34, 376 - 382 (1952).

- SCHWARZ, Roland: Über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 37, 180 - 210 (1955).
- STEINHOFF, Hildtraut: Untersuchungen über die Haftfähigkeit von Duftstoffen am Bienenkörper. Z. f. vergl. Physiol. 31, 38 - 57 (1948).
- STRUGGER, Siegfried: Fluoreszenzmikroskopie und Mikrobiologie. Hannover 1949.
- WIGGLESWORTH: The principles of insect physiology. London und New York 1950.
- ZANDER: Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. Bau der Biene und Leben der Biene. Stuttgart 1951 und 1947.

L e b e n s l a u f

Am 19. August 1936 wurde ich, Hannelore Dirschedl, als zweite Tochter des Sicherheitsoberkommissärs Hans Dirschedl und seiner Frau Anni, geb. Schwaiger, in München geboren und römisch-katholischen Bekenntnisses erzogen. Nach vierjähriger Volksschulzeit (1942 - 1946) besuchte ich die Oberrealschule (sprachlicher Zug) der Englischen Fräulein, München-Nymphenburg; dort absolvierte ich im Juni 1954. Im WiS. 1954 begann ich mein Studium in der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München mit der Fächerverbindung für das Höhere Lehramt Biologie, Chemie, Geographie. Unter Leitung von Herrn Professor Dr. K. v. Frisch führte ich in den Jahren 1957 bis 1960 am Zoologischen Institut der Universität München meine Arbeit durch.

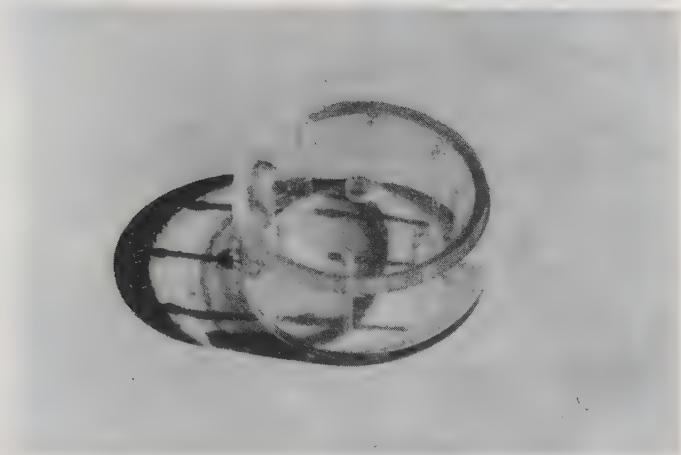


Abb. 1. Sie zeigt das isolierte Schälchen für die Zuckerlösung. Es ist mit einem Plexiglasdeckel verschlossen, in den 8 Kapillaren eingepaßt sind. In der Mitte des Deckels sieht man die Nachfüllöffnung.

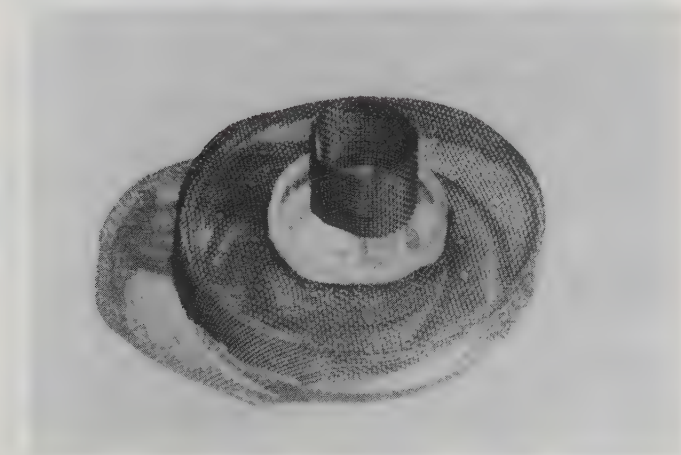


Abb. 2. Das Futtergefäß. Das in Abb. 1 gezeigte Schälchen steht in einer Petrischale, die mit Drahtgitter abgedeckt ist. Ein Gitterring hält die Bienen von der Nachfüllöffnung ab.

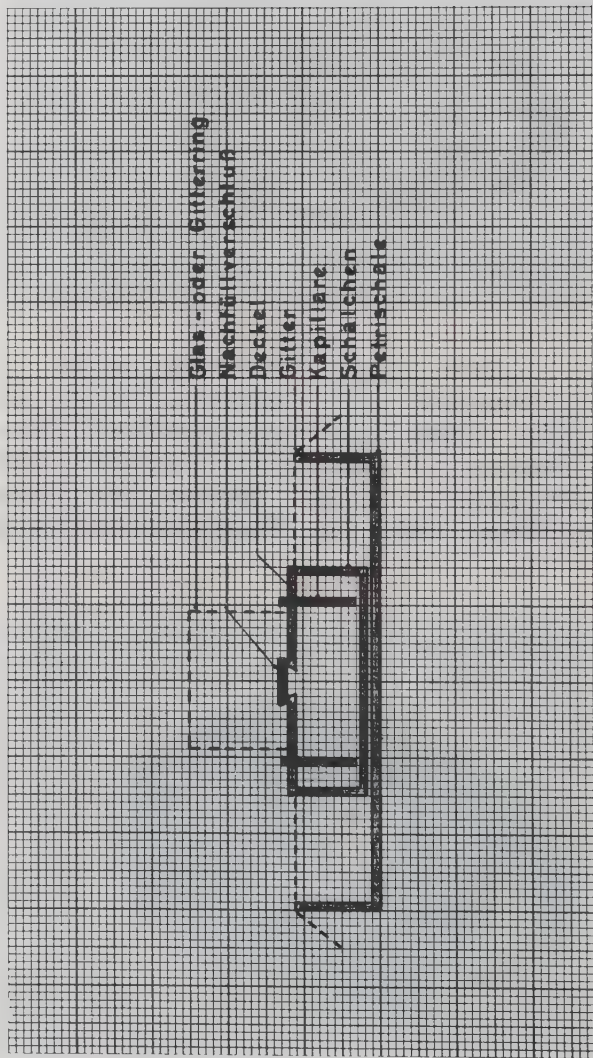


Abb. 3. Schematischer Querschnitt durch die Futteranordnung.



Abb. 4. Die Biene saugt aus einer Kapillare (Innenduft), wobei sie auf Blüten - Potentilla - sitzt (Außenduft), deren Stiele durch das Gitter ins Wasser gesteckt sind.



Abb. 5. Der Futtertisch. Die Futteranordnung ist durch ein Gitterhaus verdeckt. Die Bienen schlüpfen durch das gelb umrandete Loch ein und aus. Daneben befinden sich eine Uhr, ein Thermometer und ein Hygrometer.

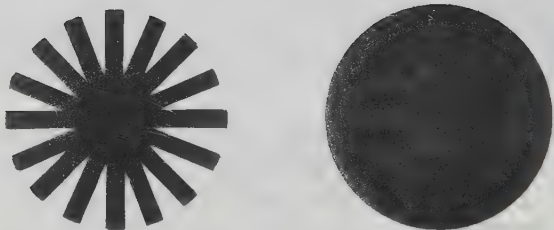


Abb. 6. Künstliche Blüten aus gelbem Tonpapier zur Untersuchung des Einflusses der Blütenform auf die Verständigung im Bienenvolk.

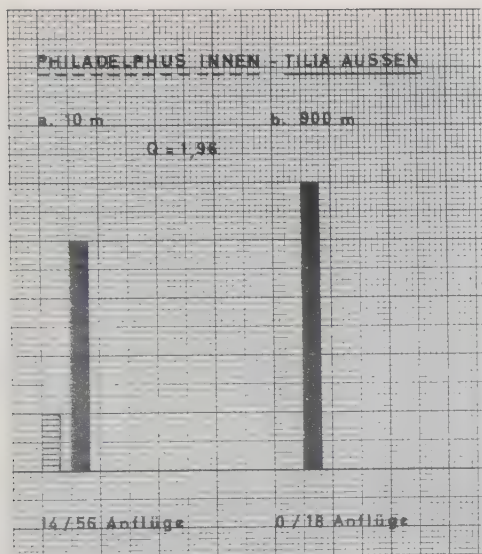


Abb. 7.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Philadelphus innen -
Tilia außen.

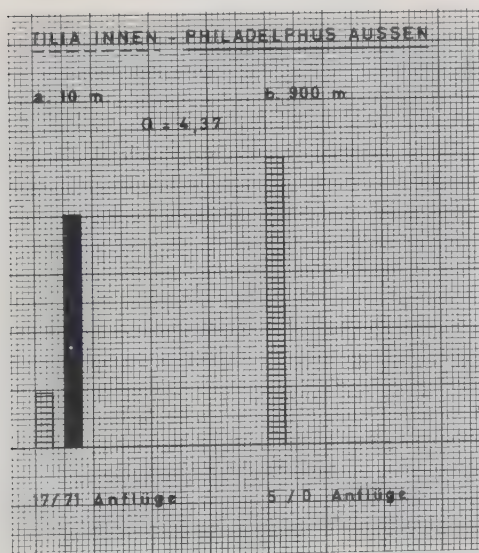


Abb. 8.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Tilia innen - Phila-
delphus außen.

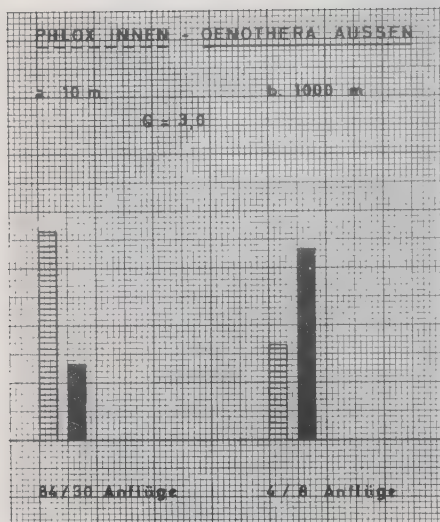


Abb. 9.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Phlox innen - Oeno-
thera außen.

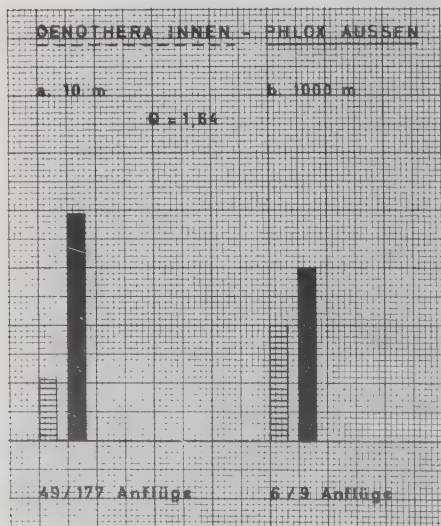


Abb. 10.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Oenothera innen -
Phlox außen.

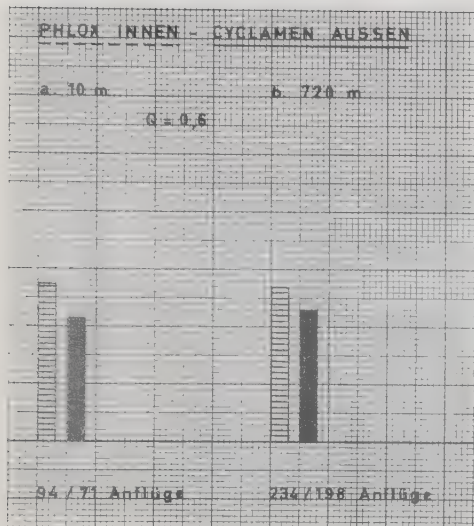


Abb. 11.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Phlox innen - Cyclamen
außen.

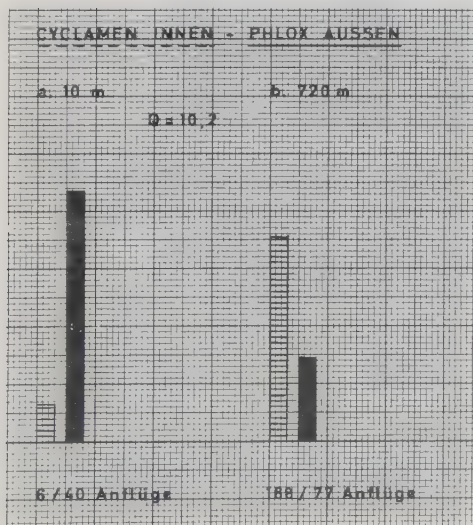


Abb. 12.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Cyclamen innen -
Phlox außen.

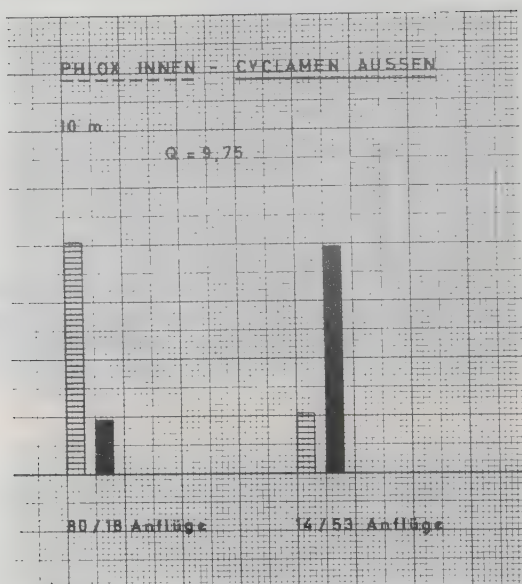


Abb. 13. Darstellung der Ergebnisse von Einzelversuchen zur Konkurrenzfütterung Phlox innen - Cyclamen außen. Die Säulen zeigen die Anflüge der Neulinge in %.

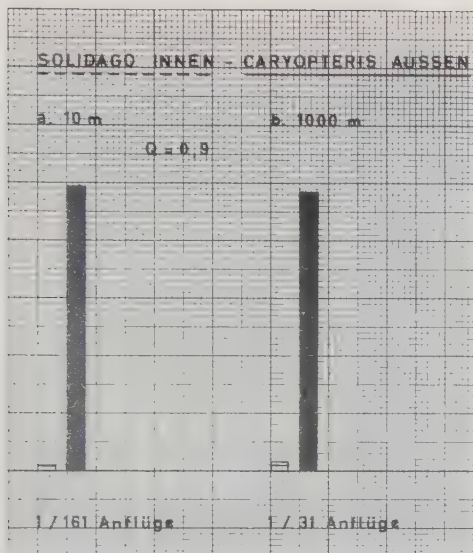


Abb. 14.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Solidago innen -
Caryopteris außen.

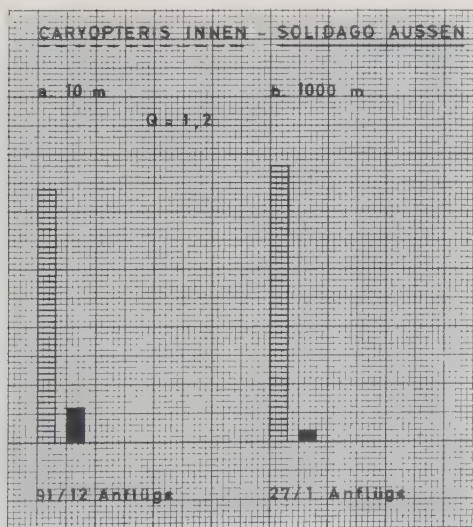


Abb. 15.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Caryopteris innen -
Solidago außen.

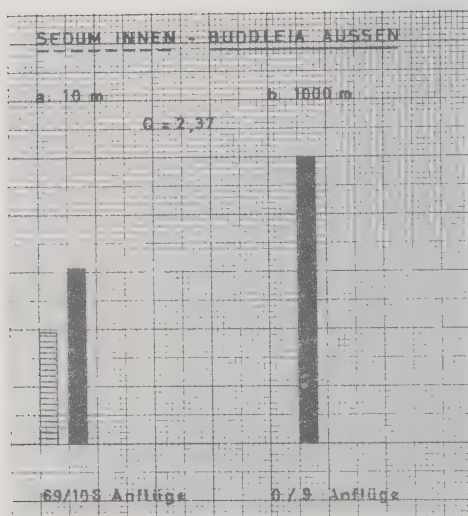


Abb. 16.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Sedum innen - Budd-
leia außen.

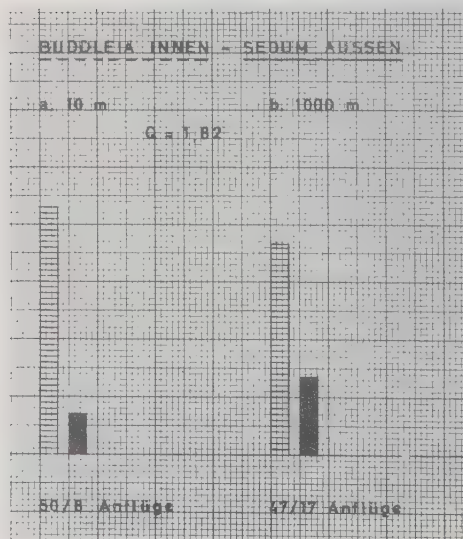


Abb. 17.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Buddleia innen -
Sedum außen.

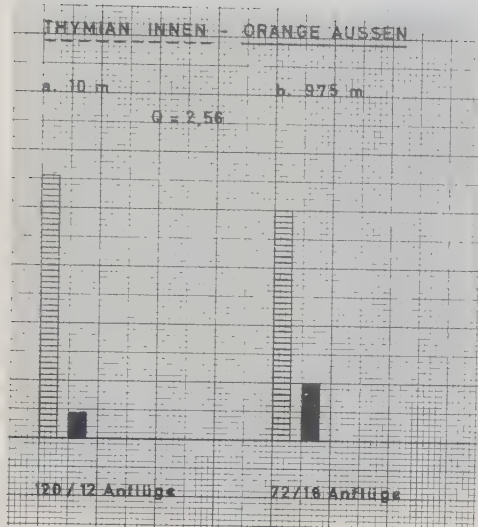


Abb. 18.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Thymian innen -
Orange außen.

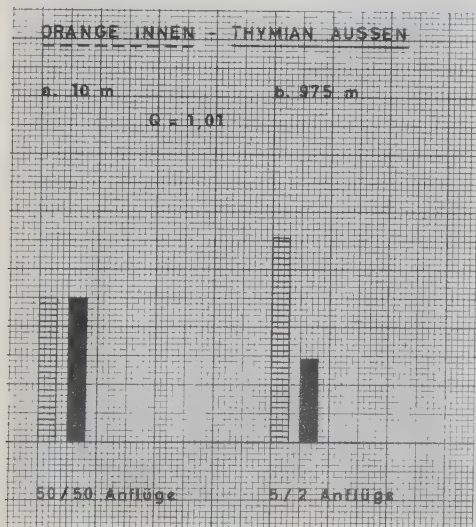


Abb. 19.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Orange innen - Thy-
mian außen.

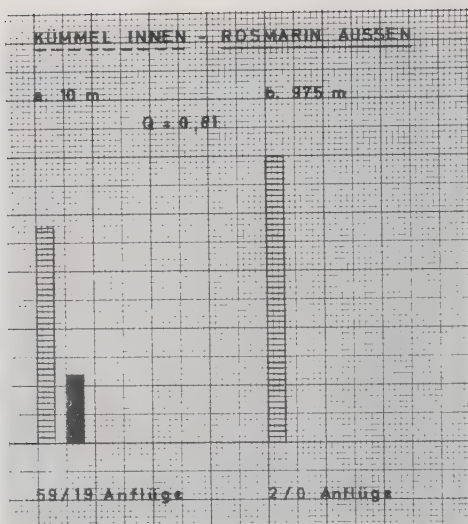


Abb. 20.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Kümmel innen - Ros-
marin außen.

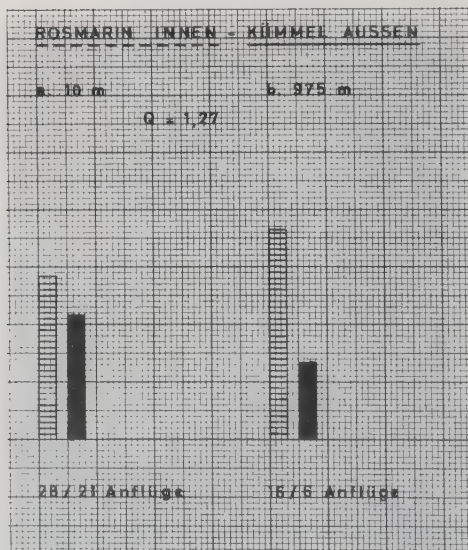


Abb. 21.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Rosmarin innen -
Kümmel außen.

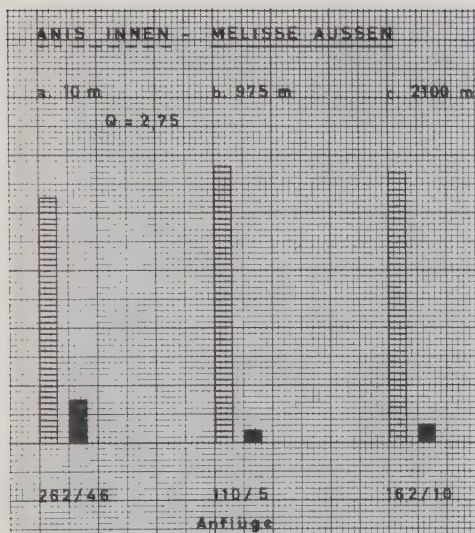


Abb. 22.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Anis innen - Melisse
außen.

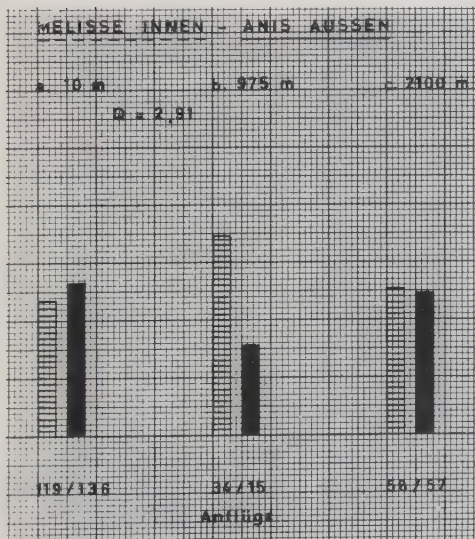


Abb. 23.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Melisse innen - Anis
außen.

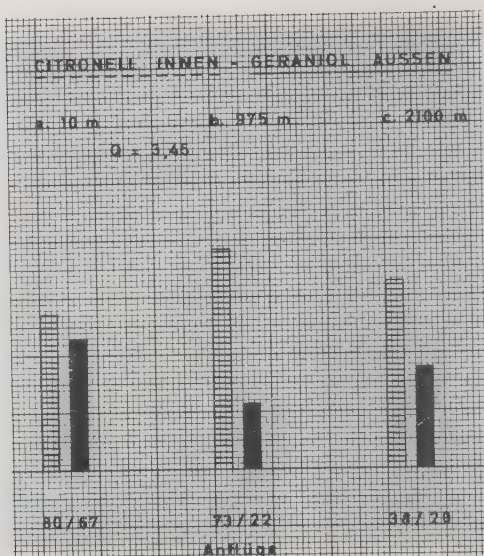


Abb. 24.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Citronell innen -
Geraniol außen.

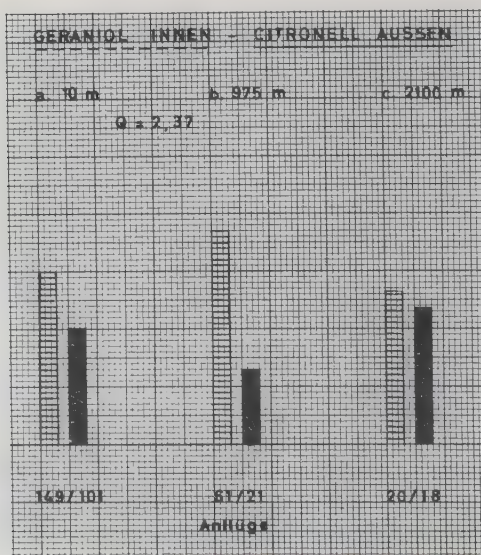


Abb. 25.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Geraniol innen -
Citronell außen.

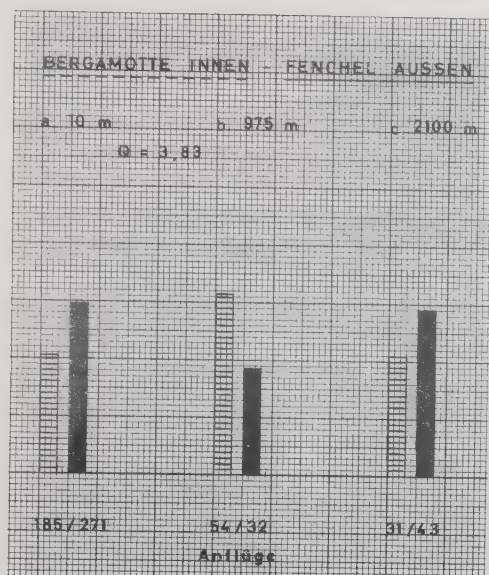


Abb. 26.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Bergamotte innen -
Fenchel außen.

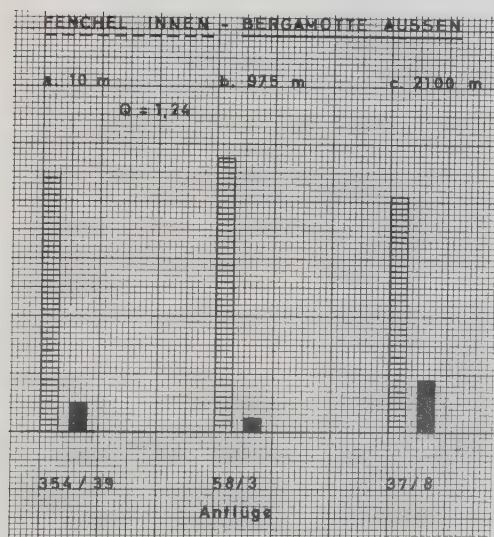


Abb. 27.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Fenchel innen -
Bergamotte außen.

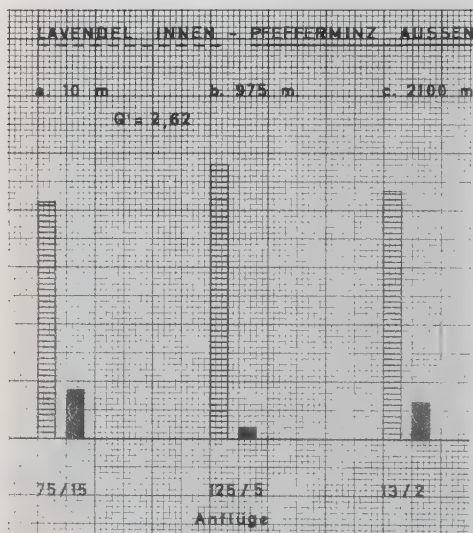


Abb. 28.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Lavendel innen -
Pfefferminz außen.

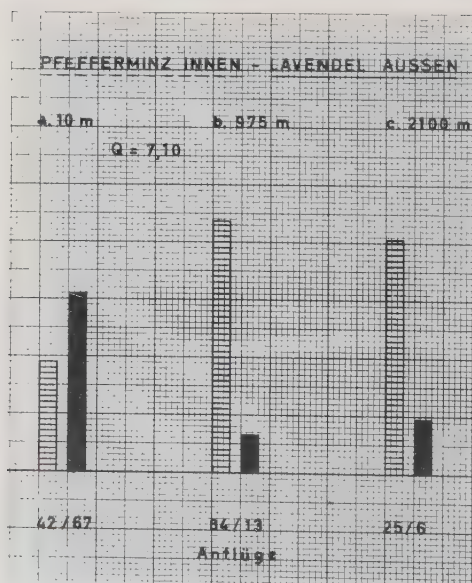


Abb. 29.
Anflüge der Neu-
linge in % nach der
Dressurfütterung
Pfefferminz innen -
Lavendel außen.

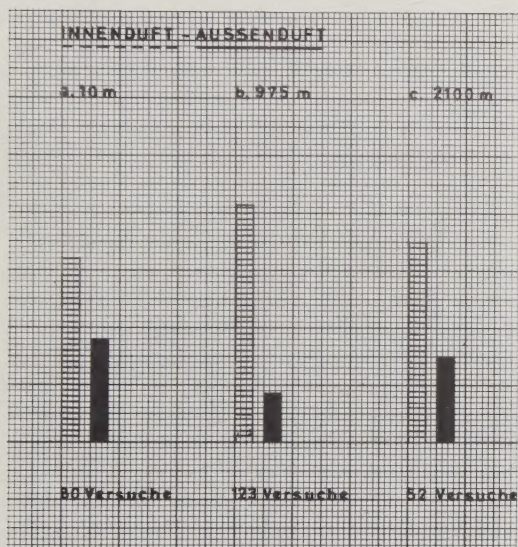


Abb. 30. Mittelwerte von allen Ergebnissen aus den Versuchen mit künstlichen Duftstoffen. Die Säulen zeigen die Anflüge der Neulinge in %.

